

江苏不同居群狗尾草叶片解剖特征的比较研究

陈洁, 李玉双, 庞莉莉, 王庆亚*

(南京农业大学生命科学学院, 南京 210095)

摘要: 为揭示不同居群狗尾草(*Setaria viridis* (L.) Beauv.)叶片解剖特征的差异, 了解不同生境下叶片形态的变异, 本研究以江苏 15 个狗尾草居群为材料, 采用石蜡切片法和改良的叶表皮制备方法对叶表皮及叶片横切面结构特征进行了显微观察和测定, 并通过变异系数、主成分分析和聚类分析对叶表皮及叶片横切面的主要性状进行分析。结果表明, 不同居群狗尾草的 17 个表型性状变异丰富, 叶片中脉厚度和下表皮细胞厚度的变异程度较大; 叶片厚度、平行脉维管束高度和宽度、叶中脉厚度、中脉维管束高度和宽度等指标是造成狗尾草不同居群表型差异的主要因素, 同时这些结构特征也分别反映了狗尾草叶片的输导和支撑能力、表皮气孔器的特征和叶片抗逆能力。聚类分析结果显示, 狗尾草的 15 个居群被划分为 3 类, 且与生境分布基本吻合, 即: 水边和盐碱地居群、荒地居群、山地居群狗尾草的叶片厚度、维管束直径、泡状细胞厚度和气孔密度均依次增大, 但气孔体积依次减小, 表明这 3 个类群随海拔的升高抗旱性依次增强。本实验狗尾草叶片在不同生境中产生的不同程度变异分析对狗尾草的生态适应性研究具有重要意义。

关键词: 狗尾草; 居群; 叶片表皮; 解剖结构

中图分类号: Q944.5

文献标识码: A

文章编号: 2095-0837(2015)04-0448-10

Comparative Studies on Leaf Anatomical Characteristics of *Setaria viridis* in Different Populations in Jiangsu

CHEN Jie, LI Yu-Shuang, PANG Li-Li, WANG Qing-Ya*

(College of Life Sciences, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China)

Abstract: We investigated leaf variations under different environments to reveal the differences in leaf anatomical characteristics of *Setaria viridis* (L.) Beauv. among 15 populations from Jiangsu Province. Using paraffin sections and improved methods, microscopic observation and measurement were performed to determine the characteristics of the epidermis and transverse section of *S. viridis* leaves. Coefficient of variation, principal component analysis and cluster analysis showed that 17 anatomical characteristics in the leaf epidermis and transverse section from the different populations exhibited marked variations. Among these characteristics, thickness of midrib and abaxial epidermis showed the largest coefficient of variation. Principal component analysis indicated that thickness of leaf, height and width of parallel bundles, thickness of midrib, and height and width of midrib bundle were prominent in phenotypic variations. These structural characteristics showed the transporting and supporting capacity, features of stomata and anti-adversity ability of leaves. Cluster analysis demonstrated that the 15 different populations could be classified into three groups, which matched with the population distributions. Thickness of leaf, height and width of vascular bundles, thickness of

收稿日期: 2014-12-09, 退修日期: 2014-12-23。

基金项目: 江苏省生物物种资源调查(T2010-1)。

作者简介: 陈洁(1990-), 女, 硕士研究生, 研究方向为资源植物学(E-mail: 1020368208@qq.com)。

* 通讯作者(Author for correspondence): 王庆亚, 博士, 教授, 主要从事资源植物学和植物多样性研究(E-mail: wangqy@njau.edu.cn)。

bulliform cells and stomata density increased gradually among populations on the waterside and in alkaline land, wasteland and mountainous regions with decreasing stomata size, while drought resistance increased in order. These results suggested different variations under different environments, which is of great importance to the ecological adaptability of *S. viridis*.

Key words: *Setaria viridis* (L.) Beauv.; Populations; Leaf epidermis; Anatomical structure

狗尾草(*Setaria viridis* (L.) Beauv.)是禾本科(Gramineae)黍亚科(Panicum)黍族(Paniceae)狗尾草属(*Setaria* Beauv.)一年生草本植物^[1]。狗尾草是一种优良牧草,与黑麦草、早熟禾以及高羊茅等草坪草共同种植有助于其抗旱,从而保护草坪草的生长;同时狗尾草也是一种较难防治的田间杂草^[2-4]。狗尾草原产欧亚大陆的温带和暖温带地区,现分布于全世界的温带和亚热带地区。狗尾草在我国分布广泛、适应性强、生境多样。

植物叶片是光合作用的重要器官,受水分、温度、光照、降水量、海拔等环境因子的影响显著,主要表现为叶形的变化、叶片的大小、厚度及解剖结构的差异。植物比较解剖学是从系统演化的角度比较各类群植物结构的异同,并将这些结构特征作为分类的重要依据。不同居群叶片解剖结构的差异可反映植物对不同环境的适应性,李亚男等^[5]观察到旱地狗牙根(*Cynodon dactylon* (L.) Pers.)叶表皮气孔小且密度大;陆静梅等^[6]发现盐碱地羊草(*Aneurolepidium chinense* (Trin.) Kitag.)的叶脉维管束鞘外层细胞所含叶绿体比黑土地羊草多;白史且等^[7]观察到假俭草(*Eremochloa ophiuroides* (Munro) Hack.)直立枝叶片角质层厚度大于匍匐枝叶片。我国目前对禾本科植物叶片的解剖研究主要集中在虎尾草族(Chlorideae)、稻族(Oryzeae)、须芒草族(Andropogoneae)、画眉草亚族(Eragrostidineae)、甘蔗亚族(Saccharinae)等同属不同种植物^[8-11],而对禾本科内不同生境下同种植物叶片的形态特征比较研究相对较少。1958年陈守良等^[12]对狗尾草属(*Setaria* Beauv.)叶表皮细胞结构进行了观察,至今尚未见对狗尾草解剖结构及不同居群间差异进行研究的报道。狗尾草是典型的禾本科黍族植物,探讨不同地理居群狗尾草的叶表皮与解剖结构的差异对了解黍族植物叶片结构,以及狗尾草叶片结构特征、不同环境下叶片的形态变异和遗传基础都具有重要

意义。

江苏位于我国大陆东部沿海,植物生境类型多样,野生狗尾草在江苏各种生境均有分布。本实验选取来自江苏不同生境的野生狗尾草,采用比较解剖学的方法对其叶片结构进行研究,并根据其解剖特征进行分类,旨在深入探讨狗尾草的生态适应性,同时也为其形态学和分类学特征研究提供参考。

1 材料与方法

1.1 实验材料

于2014年5月1日至10月19日从江苏各地不同生境(路边荒地、湖边、海边盐碱地、山地等)采集不同居群的狗尾草(*Setaria viridis* (L.) Beauv.)植株带回实验室。15个居群的地理分布及生境等信息详见表1。

随机选取各居群15株狗尾草顶芽以下相同位置的成熟叶片,切成小块放入FAA固定液中备用。

1.2 实验方法

1.2.1 叶片横切面切片制备

采用常规石蜡切片法^[13]制片。取出经FAA溶液固定的叶片,剪取叶片中部中脉两侧5 mm × 5 mm的小块叶片,梯度酒精脱水,二甲苯透明,浸蜡包埋,用手摇石蜡切片机切片,切片厚度为6~8 μm。采用番红-固绿二重染色,中性树胶封片,制成叶片横切面永久切片。

1.2.2 叶表皮切片制备

采用改良的叶表皮制备方法^[14]制片。取出经FAA溶液固定的叶片用蒸馏水清洗干净,然后将目标表皮朝下置于载玻片上,用刀片刮去上面表皮及大部分叶肉,加1~2滴50% NaClO,静置2 min,再将剩余叶肉刮掉。最后用番红染色,甘油封片。

全部制片在Olympus生物显微镜下观察并拍照,用显微镜图像处理软件MIE测量数据。

表 1 15 个狗尾草居群的分布及其生境条件
Table 1 Distribution and habitat conditions of 15 *Setaria viridis* populations

居群号 Population No.	采集地点 Population origin	海拔 Altitude (m)	经纬度 Latitude and longitude	年均气温 Annual temperature (℃)	年均降水量 Annual precipitation (mm)	年日照时数 Annual sunlight (h)	生境 Habitat
1	江苏徐州市云龙湖边	69.0	34°12'58.59" N, 119°09'35.99" E	14.0	930.0	2284.0	湖边 Waterside land
2	江苏太仓市城厢镇天境湖边	19.8	31°25'58.93" N, 121°07'78.34" E	15.3	1017.0	2013.0	湖边 Waterside land
3	江苏盐城市大丰港	10.7	33°13'72.38" N, 120°49'20.06" E	14.1	1042.2	2238.9	海边盐碱地 Alkaline land
4	江苏省连云港市海州湾	7.1	34°55'16.79" N, 119°12'04.03" E	13.2	976.4	2642.1	海边盐碱地 Alkaline land
5	江苏南通市崇川区	21.0	31°58'09.42" N, 121°52'55.55" E	15.0	1100.0	2200.0	路边荒地 Wasteland
6	江苏溧阳市定埠镇	8.1	31°17'51.08" N, 119°08'49.14" E	15.5	1152.1	1992.5	路边荒地 Wasteland
7	江苏太仓市沙溪镇	10.5	31°34'10.92" N, 121°03'58.97" E	15.5	1022.5	1960.9	路边荒地 Wasteland
8	江苏徐州市泉山区	78.7	34°15'00.21" N, 117°10'53.20" E	14.5	802.4	2280.0	路边荒地 Wasteland
9	江苏省句容市宝华镇	39.8	32°09'03.05" N, 119°05'11.78" E	15.2	1058.8	2157.0	路边荒地 Wasteland
10	江苏省南京市玄武区	34.0	32°03'06.09" N, 118°50'45.61" E	15.4	1106.5	1628.0	路边荒地 Wasteland
11	江苏溧阳市东昌镇	47.2	32°03'30.10" N, 119°17'52.97" E	17.5	1149.7	1932.9	路边荒地 Wasteland
12	江苏连云港市云台山	516.8	34°43'42.10" N, 119°26'17.46" E	14.1	943.3	2587.7	山地 Mountainous region
13	江苏句容市宝华山	398.0	32°07'46.53" N, 119°05'18.52" E	15.4	961.0	2113.0	山地 Mountainous region
14	江苏南京市紫金山	402.2	32°04'20.35" N, 119°50'20.56" E	15.7	1021.0	1628.8	山地 Mountainous region
15	江苏连云港市花果山	605.4	34°39'08.18" N, 119°17'27.76" E	14.1	883.6	2587.0	山地 Mountainous region

1.3 数据处理

测量角质层厚度、表皮细胞厚度、表皮细胞长度、气孔器长和宽、叶片厚度、叶中脉厚度、维管束高和宽、泡状细胞厚度等指标。每个居群测 15 片叶(每个居群随机取 15 株狗尾草,每株取相同位置的一片叶),每片叶选 3 张切片,每个样片观察 5 个视野。

表皮细胞密度:每个居群随机选取 225 个视野计数,计算公式为: $ED = E / S \times 100\%$ 。式中, E 为固定视野内表皮细胞数, S 为每个视野内表皮面积(mm^2)。

气孔指数:每个居群随机选取 225 个视野计数,观察气孔器的数目和该视野内表皮细胞的数目,气孔指数计算公式为: $I = S / (S + E) \times$

100%。式中, S 为固定面积内气孔数目, E 为相同面积内表皮细胞数目。相关术语描述参照陈守良等^[15]的方法。

实验数据采用 Excel 2007 统计,用 SPSS 22.0 软件进行主成分分析和聚类分析。

2 结果与分析

2.1 叶表皮的结构特征

狗尾草是典型的禾本科 C_4 植物,其叶是等面叶,因为下表皮细胞排列紧密平整,所以选择叶下表皮进行观察。观察结果显示,狗尾草叶片由表皮、叶肉和叶脉组成。表皮由长细胞、短细胞、气孔器和表皮毛组成。长细胞通常为长方形,是表皮的主要成分,上表皮长细胞垂周壁浅波状,下表皮

深波状。短细胞分为硅质细胞和栓质细胞，在狗尾草表皮通常看到短细胞单生。上、下表皮均有气孔器成列分布，保卫细胞哑铃型，副卫细胞圆屋顶型。狗尾草有2种表皮毛：刺毛和微毛。

2.1.1 叶表皮细胞特征

显微观察显示(表2)，狗尾草的叶表皮细胞排列紧密，上表皮细胞厚度(5.71~10.91 μm)远小于下表皮细胞厚度(14.51~29.79 μm)。15个居群中，上表皮细胞厚度最大的是15号居群，最小的是13号居群；下表皮细胞厚度最大的是14号居群，最小的是1号居群；上、下表皮细胞厚度在各居群间差异均显著($P < 0.05$)；上表皮和下表皮细胞厚度的变异系数分别为21.03%和20.82%，两者变异程度相当。

狗尾草叶表皮长细胞与短细胞交替排列，与叶脉平行。长细胞较大，为长方形，纵向连接成行。上表皮长细胞垂周壁浅波状，细胞短而宽(图1：A)；下表皮长细胞垂周壁深波状，细胞长而窄(图1：B)。短细胞呈椭圆形，可分为硅质细胞和栓质细胞2种，硅质细胞通常为单个硅质体充满；栓质

细胞的细胞壁栓质化。狗尾草叶表皮通常只能看到单个短细胞单生，可能是硅质细胞已退化消失。下表皮长细胞长度为65.24~99.86 μm(表2)，变异系数为11.11%，居群间差异显著($P < 0.05$)；短细胞长度为13.02~17.94 μm，变异系数为8.70%，居群间差异显著($P < 0.05$)。狗尾草下表皮细胞密度为744.70~1452.25 μm，变异系数为8.82%，居群内变化较小，居群间差异显著($P < 0.05$)。

2.1.2 气孔器特征

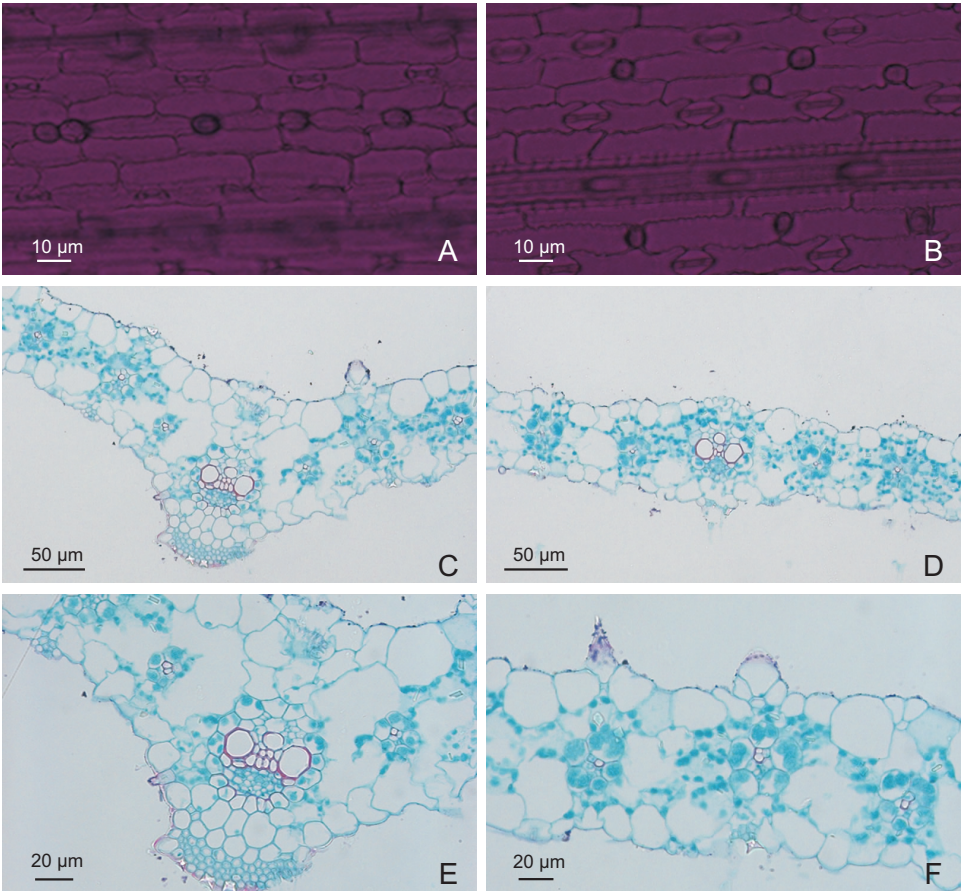
狗尾草的气孔器分布在叶表皮脉间的长细胞行列中，叶片上、下表皮均有分布。气孔形状差异不大，均由2个保卫细胞和2个副卫细胞组成，保卫细胞哑铃型，副卫细胞圆屋顶型(图1：A，B)。

不同居群狗尾草的气孔长度和宽度、气孔指数和密度不同。在15个居群中，下表皮气孔的长度为22.68~30.00 μm(表3)，变异系数为7.78%；气孔的宽度为12.83~19.36 μm，变异系数为12.15%。不同居群狗尾草气孔密度为157.85~263.39个/mm²，密度最大的是13号居群，最小

表2 15个狗尾草居群叶表皮特征
Table 2 Characteristics for *Setaria viridis* leaf epidermis across 15 populations

居群号 Population No.	角质层 Cuticular thickness(μm)	上表皮细胞厚度 Thickness of adaxial epidermis (μm)	下表皮细胞厚度 Thickness of abaxial epidermis (μm)	下表皮长细胞长度 Long cell length (μm)	下表皮短细胞长度 Short cell length (μm)	下表皮细胞密度 Density of abaxial epidermis (No./mm ²)
1	1.69±0.17 bc	6.91±1.08 cd	14.51±1.76 d	77.25±8.34 bcd	14.71±1.53 bcde	870.02±83.99 bcde
2	1.77±0.70 de	6.61±1.29 cd	18.61±2.58 cd	99.86±1.84 a	15.46±1.98 bc	744.70±66.73 e
3	1.68±0.40cde	7.83±1.70 bcd	18.05±3.07 cd	80.06±3.98 bc	17.94±0.73 a	956.73±64.08 bc
4	1.96±0.23 bcde	6.27±1.01 cd	16.46±2.76 cd	82.80±5.05 bc	15.78±0.53 bc	978.52±40.72 b
5	1.72±0.47 cde	10.52±2.59 ab	20.85±0.65 bc	75.36±2.84 cde	14.99±0.40 bcde	874.25±19.39 bcde
6	1.65±0.17 de	8.16±2.08 abcd	15.29±1.08 d	83.19±5.01 bc	14.13±0.34 cde	946.13±72.54 bc
7	1.78±0.68 cde	6.83±2.07 cd	17.66±0.88 cd	81.55±5.44 bc	14.93±0.92 bcde	1452.25±103.85 a
8	1.62±0.10 ab	8.79±2.54 abc	20.95±3.37 bc	77.44±9.09 bcd	13.02±1.27 e	913.45±97.55 bcde
9	1.61±0.38 de	7.11±1.66 cd	15.25±1.47 d	79.19±4.91 bc	13.80±0.82 cde	955.87±20.22 bc
10	1.48±0.71 cde	6.69±0.89 cd	17.30±1.63 cd	83.56±3.94 bc	14.67±0.86 bcde	991.24±83.92 b
11	1.52±0.28 de	8.44±0.76 abcd	18.71±1.80 cd	88.10±2.03 b	15.32±0.18 bcd	796.04±60.43 cde
12	1.52±0.20 e	6.06±0.24 cd	20.37±5.09 bc	83.97±11.83 bc	16.13±1.45 b	767.56±177.37 de
13	1.80±0.37 a	5.71±0.70 d	16.69±3.11 cd	66.69±6.00 de	13.94±1.03 cde	951.63±141.26 bc
14	1.89±0.03 bcd	7.95±0.47 bcd	29.79±1.31 a	67.58±5.94 de	13.30±0.78 e	934.67±33.95 bcd
15	1.79±0.04 de	10.91±0.32 a	24.26±2.10 b	65.24±6.60 e	13.35±0.79 de	982.34±142.73 b

注：同列不同小写字母表示在0.05水平上差异显著。下同。
Note: Different normal letters in the same column indicate significant difference at the $P < 0.05$ level. Same below.



A: 叶上表皮; B: 叶下表皮; C: 叶片横切面(中脉); D: 叶片横切面(平行脉); E: 叶片中脉维管束; F: 叶片平行脉维管束。
A: Adaxial epidermis of leaf; B: Abaxial epidermis of leaf; C: Leaf transverse section of midrib; D: Leaf transverse section of parallel veins; E: Leaf midrib bundle; F: Leaf parallel bundle.

图 1 狗尾草叶表皮特征和叶横切面结构
Fig.1 Microscopic characteristics of leaf epidermis and transverse section of *Setaria viridis*

表 3 15 个狗尾草居群叶下表皮气孔器特征

Table 3 Characteristics of stomatal apparatus of the abaxial epidermis of *Setaria viridis* across 15 populations

居群号 Population No.	气孔长度(μm) Stomata length	气孔宽度(μm) Stomata width	气孔密度(No./ mm ²) Stomata density	气孔指数(%) Stomata index
1	26.16 ± 1.90 bcde	14.76 ± 1.71 cdefg	179.53 ± 15.37 bcd	17.11 ± 1.29 de
2	23.44 ± 1.43 fg	14.21 ± 0.81 defg	157.85 ± 28.96 d	17.49 ± 1.33b cde
3	30.00 ± 0.20 a	18.62 ± 0.67 ab	168.97 ± 9.81 cd	15.01 ± 1.47 e
4	27.93 ± 1.89 ab	16.03 ± 0.70 cdef	183.02 ± 17.99 bcd	15.76 ± 1.81 e
5	27.72 ± 1.08 abc	16.77 ± 0.51 bc	220.23 ± 35.29 abcd	20.12 ± 2.21 abcd
6	23.99 ± 0.38 efg	13.98 ± 0.89 efg	222.51 ± 29.44 abc	19.04 ± 1.65 abc
7	25.75 ± 2.11 bcdef	16.21 ± 3.36 cde	214.28 ± 51.19 abcd	18.37 ± 3.38 e
8	23.27 ± 1.74 fg	14.24 ± 1.32 defg	226.06 ± 45.11 abc	19.84 ± 1.61 abcd
9	25.22 ± 1.54 cdef	12.83 ± 0.26 g	202.26 ± 12.31 abcd	17.46 ± 0.60 bcde
10	24.78 ± 0.29 defg	14.26 ± 1.21 defg	200.67 ± 38.31 abcd	16.84 ± 1.87 cde
11	26.61 ± 1.05 bcd	16.23 ± 0.34 cde	203.22 ± 11.19 abcd	20.34 ± 1.94 ab
12	27.56 ± 1.50 bc	19.36 ± 0.26 a	181.00 ± 43.28 bcd	19.08 ± 1.19 abcd
13	22.68 ± 1.07 g	16.53 ± 1.55 bcd	263.39 ± 41.17 a	21.68 ± 0.47 a
14	25.53 ± 1.11 bcdef	13.72 ± 0.72 fg	237.69 ± 11.58 ab	20.27 ± 2.59 abcd
15	25.63 ± 0.36 bcdef	13.85 ± 0.51 efg	249.28 ± 44.78 a	20.24 ± 1.42 bcde

的是2号居群,变异系数为14.52%。一般来讲,单位面积上气孔数量越多、密度越大,则光合作用越强,因此13号居群光合作用最强,2号居群最弱。不同居群狗尾草气孔指数为15.01%~20.34%,气孔指数最高的是11号居群,最低的是3号居群,变异系数为10.29%。气孔器结构各项指标在不同居群间差异均显著($P < 0.05$)。

2.1.3 叶表皮毛特征

狗尾草叶片上、下表皮均有乳突、刺毛和微毛。表皮刺毛基部膨大、顶端尖锐,多数分布于叶片中脉两侧、侧脉和小脉上,也随机着生于长细胞间。表皮双胞微毛顶端尖,基部着生于短细胞处。表皮毛与表皮上的气孔、角质层、蜡质等互相配合,共同完成各种不同的保护功能^[16]。本研究中共15个狗尾草居群叶表皮均有刺毛和微毛,3号、4号居群来自港口,叶表皮毛较多。

2.2 叶片横切面的结构特征

狗尾草叶片内部结构在禾本科内比较典型,上、下表皮均由1层细胞构成。叶片上、下表皮均有角质层,上表皮有泡状细胞,其体积明显大于普通表皮细胞。叶片无栅栏组织和海绵组织,叶脉为平行叶脉,由维管束和维管束鞘组成,叶脉维管束为有限外韧维管束。叶肉细胞呈放射状围于维管束的周围,呈“花环状”(图1: C、D)。

植物表面的角质层可以防止水分蒸腾散失,还具有较强的折光性,可防止强光照射引起的伤害,这是抗旱植物的一个特点^[17]。观察发现,15份狗尾草材料上、下表皮均有蜡质层,里面为角质层,分为上角质层、下角质层。狗尾草叶片角质层厚度的变化范围是1.52~1.96 μm (表2),居群间差异显著($P < 0.05$)。上、下角质层厚度不同,通常下角质层略厚于上角质层。

观察发现,狗尾草叶脉明显隆起,叶脉处叶片厚度比其它部位明显增厚,尤其是中脉处叶片厚度更明显。由表4可见,15个居群的叶片厚度为112.37~215.44 μm ,厚度最大的是14号居群,最小的是2号居群,变异系数为15.96%,各居群间差异显著($P < 0.05$);各居群叶片中脉厚度为193.30~453.26 μm ,厚度最大的是14号居群,最小的是1号居群,变异系数为26.74%,各居群

间差异显著($P < 0.05$)。

叶脉维管束大小不等,叶中脉维管束最大,平行脉维管束有2种:一种比中脉维管束稍小,另一种则更小(图1: C~F)。中脉维管束由木质部、韧皮部和维管束鞘构成。木质部靠近上表皮,韧皮部靠近下表皮。大维管束和平行脉大维管束的维管束鞘有2层细胞,外层细胞壁薄,内层细胞壁厚。平行脉小维管束内层鞘细胞消失,只有一层维管束鞘细胞,外鞘细胞中大型叶绿体离心。从演化角度来看,离心叶绿体最为进化,向心的较为原始。本研究中不同居群狗尾草维管束直径各不相同,从表4可见,各居群狗尾草叶中脉维管束的高为67.88~109.94 μm ,宽为76.08~103.17 μm ;平行脉维管束的高为66.63~105.32 μm ,宽为63.62~96.50 μm 。狗尾草中脉和平行脉维管束的高度和宽度在不同居群间差异显著($P < 0.05$)。

狗尾草叶上表皮中有大量泡状、薄壁细胞,分布在主脉两侧以及平行脉之间。泡状细胞下陷,形成“绞合细胞”。每组泡状细胞的排列似折扇形,中间的细胞最大,两侧的较小。各居群泡状细胞的厚度为29.87~47.69 μm ,变异系数为17.32%,不同居群间差异显著($P < 0.05$)。

2.3 主成分分析

主成分分析(PCA)是将多个指标转化为少数几个综合指标来反映所有指标的统计分析方法。主成分分析运用降维的数学方法来揭示各指标间的相关性。从表5可以看出,各居群狗尾草前5个主成分的累积贡献率达到了80.53%,能代表15个狗尾草居群叶片形态解剖各项指标的主要信息,即主成分分析可以用于不同狗尾草居群叶片解剖特征的研究。

结合图2对各狗尾草居群叶片性状的主成分分析可见,第一主成分的贡献率较高,占37.23%,对其作用最大的性状主要为:叶片厚度、平行脉维管束高度和宽度、叶中脉厚度、中脉维管束高度和宽度,这些特征向量绝对值较大,因此可以说第一主成分反映了叶片的输导和支撑能力。第二主成分的贡献率为16.08%,其中气孔长度、下表皮短细胞长度、气孔指数、气孔宽度的作用最大,因此第二主成分主要体现的是叶表皮气孔器的特征。第三

表 4 15 个狗尾草居群叶片横切面特征
Table 4 Anatomical characteristics of leaf transverse section of *Setaria viridis* across 15 populations

居群号 Population No.	叶片厚度 Thickness of leaf (μm)	叶中脉厚度 Thickness of midrib (μm)	中脉维管束 Midrib bundle		平行脉维管束 Parallel bundle		泡状细胞厚度 Thickness of bulliform cell (μm)
			高 Height (μm)	宽 Width(μm)	高 Height(μm)	宽 Width(μm)	
1	133.97 ± 4.34 def	193.30 ± 5.18 e	82.24 ± 6.91 bc	102.44 ± 0.89 a	72.36 ± 4.06 def	80.59 ± 3.35 bcd	32.63 ± 4.00 f
2	112.37 ± 1.56 f	195.29 ± 31.17 e	70.64 ± 0.61 d	76.08 ± 1.05 f	66.63 ± 9.22 f	63.62 ± 1.66 g	29.87 ± 2.56 f
3	161.03 ± 5.34 cd	301.70 ± 19.09 cd	104.90 ± 4.42 a	101.91 ± 3.65 a	86.04 ± 5.52 bc	84.72 ± 3.53 bc	43.86 ± 9.04 bc
4	144.55 ± 9.74 de	212.76 ± 42.43 e	67.88 ± 7.53 d	78.59 ± 5.67 f	70.30 ± 4.65 ef	69.42 ± 3.09 fg	36.32 ± 1.45 cdef
5	158.69 ± 11.06 cde	248.27 ± 15.62 de	85.51 ± 3.73 bc	90.41 ± 3.10 de	76.63 ± 8.07 cdef	73.12 ± 6.33 def	33.94 ± 4.40 def
6	131.08 ± 11.74 ef	236.39 ± 25.08 de	86.08 ± 4.28 bc	87.10 ± 5.33 de	73.71 ± 1.93 def	73.92 ± 3.47 def	35.18 ± 3.83 cdef
7	153.85 ± 0.75 cde	208.46 ± 23.04 e	84.97 ± 11.87 bc	88.41 ± 2.72 de	69.19 ± 8.59 ef	74.96 ± 0.92 def	52.48 ± 8.73 a
8	175.47 ± 19.41 bc	325.92 ± 20.70 bc	92.69 ± 7.06 b	88.46 ± 0.90 de	83.23 ± 0.99 cd	75.84 ± 3.08 def	42.26 ± 3.34 bcde
9	161.95 ± 30.56 cd	260.02 ± 25.55 de	91.15 ± 7.99 b	92.90 ± 3.99 cd	83.39 ± 12.51 cd	80.19 ± 4.22 bcd	31.24 ± 2.78 f
10	145.04 ± 4.42 de	242.62 ± 12.07 de	87.86 ± 1.50 b	85.42 ± 2.87 e	72.32 ± 2.47 def	71.07 ± 3.72 ef	35.93 ± 2.05 cdef
11	145.13 ± 17.18 de	254.28 ± 15.63 de	91.94 ± 5.69 b	86.67 ± 1.84 e	80.23 ± 4.71 cde	75.99 ± 6.96 def	38.71 ± 5.94 bcdef
12	149.25 ± 13.33 cde	333.38 ± 8.13 bc	89.91 ± 3.46 b	96.10 ± 1.70 bc	75.45 ± 1.02 cdef	77.67 ± 3.35 cde	32.49 ± 2.45 f
13	150.56 ± 10.36 cde	288.95 ± 21.29 cd	74.05 ± 5.31 cd	89.40 ± 2.09 de	74.44 ± 5.26 cdef	75.37 ± 1.46 def	33.32 ± 1.43 ef
14	215.44 ± 22.47 a	453.26 ± 41.02 a	106.96 ± 2.45 a	103.17 ± 2.11 a	105.32 ± 1.93 a	96.50 ± 0.47 a	47.69 ± 5.22 ab
15	190.38 ± 24.15 ab	386.18 ± 108.02 b	109.94 ± 12.75 a	100.62 ± 4.29 ab	94.63 ± 9.93 b	86.81 ± 6.37 b	42.79 ± 6.64 bcd

表 5 各居群狗尾草叶片性状的特征值、贡献率和累积贡献率
Table 5 Eigenvalue, contribution rate and accumulative contribution rate for leaf traits of *Setaria viridis*

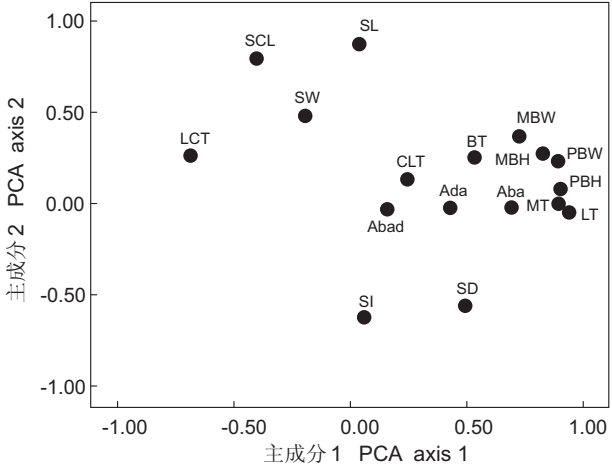
特征因子 Factors	特征值 Eigenvalue	贡献率(%) Contribution rate	累积贡献率(%) Accumulative contribution rate
1	6.33	37.23	37.23
2	2.73	16.08	53.31
3	2.03	11.95	65.26
4	1.57	9.22	74.48
5	1.03	6.05	80.53

主成分的贡献率为 11.95%，对其影响最大的性状为：角质层厚度、气孔宽度、气孔指数、下表皮细胞密度、泡状细胞厚度，所以第三主成分体现的是叶片的抗逆能力。第四主成分的贡献率为 9.22%，主要的性状为：下表皮细胞密度、泡状细胞厚度、角质层厚度。第五主成分的贡献率为 6.05%，上表皮细胞厚度、气孔指数和气孔密度对其影响最大。

2.4 聚类分析

将狗尾草 5 个主成分因子各性状用类平均法对 15 个狗尾草居群进行聚类分析，可将 15 个狗尾草居群分成 3 类(图 3)。

第一类，来自 7 个地区的 6、7、5、8、10、



CLT: 角质层厚度; Ada: 上表皮细胞厚度; Aba: 下表皮细胞厚度; LCT: 下表皮长细胞长度; SCL: 下表皮短细胞长度; Abad: 下表皮细胞密度; SL: 气孔长度; SW: 气孔宽度; SD: 气孔密度; SI: 气孔指数; LT: 叶片厚度; MT: 叶中脉厚度; MBH: 中脉维管束高度; MBW: 中脉维管束宽度; PBH: 平行脉维管束高度; PBW: 平行脉维管束宽度; BT: 泡状细胞厚度。

CLT: Cuticular layer thickness; Ada: Adaxial epidermis thickness; Aba: Abaxial epidermis thickness; LCL: Long cell length; SCL: Short cell length; Abad: Abaxial epidermis density; SL: Stomatal length; SW: Stomatal width; SD: Stomatal density; SI: Stomatal index; LT: Leaf thickness; MT: Midrib thickness; MBH: Midrib bundle height; MBW: Midrib bundle width; PBH: Parallel bundle height; PBW: Parallel bundle width; BT: Bulliform cell thickness.

图 2 各居群狗尾草叶片性状的主成分分析
Fig. 2 Principal component analysis of *Setaria viridis* leaf traits

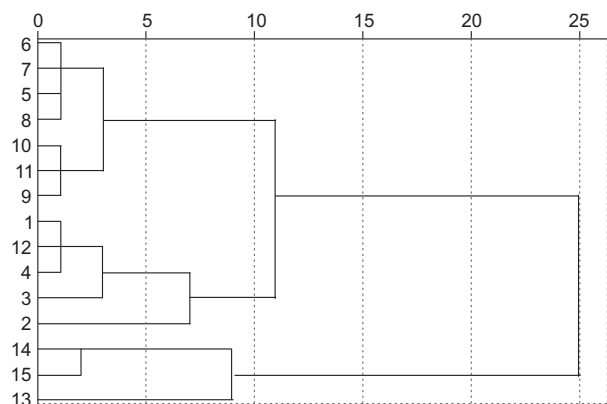


图3 15个狗尾草居群的聚类分析

Fig. 3 Cluster analysis of *Setaria viridis* across 15 populations

11、9号居群聚成一枝。这7个居群的生境全部为路边荒地，采集地点为溧阳市定埠镇、太仓市沙溪镇、南通市崇川区、徐州市泉山区、南京市玄武区、溧阳市东昌镇和句容市宝华镇。该类群的主要特点是：叶片厚度居中、泡状细胞厚度较大、下表皮长细胞和短细胞较大、下表皮细胞密度较大。

第二类，来自5个地区的1、12、4、3、2号居群聚成一枝。这5个居群中除了12号居群生境为山地外，其他4个居群生境均为水边和盐碱地，采集地分别为徐州市云龙湖边、连云港市海州湾、盐城市大丰港和太仓市城厢镇天境湖边。12号居群的生境为连云港市云台山，靠近海边。该类群的主要特点是：叶片厚度、上下表皮细胞厚度、维管束直径、气孔密度和气孔指数等指标都小于其他两类。

第三类，来自3个地区的14、15、13号居群聚成一枝。这3个居群的生境均为山地，采集地点为南京市紫金山、连云港市花果山和句容市宝华山。该类群海拔明显比其他两类高，其主要特征是：叶片厚度、维管束直径、泡状细胞厚度、气孔指数和气孔密度较大，且这些特征在3类中最大。

3 讨论

3.1 叶表皮和横切面结构

普通狗尾草叶片结构包括叶表皮、叶肉和叶脉，表皮由长细胞、短细胞、气孔器和表皮毛组成。狗尾草叶片上、下表皮均有乳突和表皮毛，表皮毛增加了表皮层厚度，减少了叶片表面空气的流

动，从而降低了蒸腾作用，有利于维持植物正常的生理代谢。叶表皮覆盖有一层很厚的蜡质层，蜡质层里面是角质层。狗尾草叶片上表皮中存在泡状细胞，泡状细胞下陷形成“绞合细胞”。每组泡状细胞的排列似折扇形，中间的细胞最大，两侧的较小。上、下表皮均有气孔分布，与表皮叶脉平行。叶脉维管束分为中脉维管束和平行脉维管束，平行脉维管束内层鞘细胞消失，只有一层维管束鞘细胞。上表皮长细胞垂周壁浅波状，下表皮垂周壁深波状。叶片表皮细胞壁波浪形，使细胞具有刚性，增强细胞之间的连接，从而帮助叶片抵抗恶劣环境^[18]。

本研究结果表明，15个狗尾草居群的不同叶片解剖结构基本一致，但其具体性状的数量特征存在变异，变异系数在7.33%~25.85%之间。不同生境居群叶片结构的变异程度不同，反映出对各自环境的适应性。通过对不同狗尾草居群叶解剖结构特征进行数量分析，发现叶片中脉厚度和下表皮细胞厚度变异系数较大，表明环境对叶片中脉厚度影响较大。下表皮短细胞宽度和气孔器长度的变异系数较小，说明这2个性状受环境影响较小。狗尾草叶片中脉明显隆起，叶片中脉厚度明显大于其他部位，变异系数为25.85%。中脉是狗尾草叶脉维管束中最大、最显著的结构，在叶片物质运输和支撑方面起重要作用。下表皮细胞厚度变异系数也较大，维管束、叶肉细胞、泡状细胞在叶片不同位置的分布情况不同，所以下表皮细胞厚度也有很大变化。叶表皮长细胞长度较短细胞长，但两者变异程度较小。无论是中脉维管束还是平行脉维管束，其维管束的高度和宽度变异程度较小，说明维管束都较稳定。气孔器各项性状变异系数不大，但是各性状间有较大差异，不同生境下植物气孔特征的变化可以反映气孔对环境的适应性变化。狗尾草叶表皮各项指标变异系数总体大于叶片横切面的各项指标，说明叶表皮结构变异程度大于叶横切面。

3.2 主成分分析

主成分分析结果显示，狗尾草叶片17个性状被集中到5个主成分上，前3个主成分贡献率较大。第一主成分的结构体现了叶片输导和支撑能力，第二主成分体现了叶表皮气孔的特征，第三主

成分体现了叶片的抗逆能力。这3个主成分体现了叶片的不同结构,第一主成分中体现的结构为叶片维管系统,是植物体内物质运输和信息传递的主要途径,保证植物的正常生命活动。第二主成分体现的是叶表皮气孔结构,气孔是植物体内水分和 CO_2 与外界进行交换的主要通道。气孔大小、气孔密度和气孔指数随着居群地理位置的不同而变化,使其能更好的适应干旱、潮湿、山地等环境。第三主成分体现了叶片抗逆能力的结构,角质层厚度、气孔宽度、气孔指数、下表皮细胞密度、泡状细胞厚度等是影响水分蒸腾和输导、气体交换的主要指标^[19],在恶劣环境中可对植物起保护作用,维持植物的正常生理活动。

3.3 聚类分析

通过对15个狗尾草居群进行聚类分析,可将不同居群的狗尾草分为3类。光照和水分是影响不同生境的主要环境因素,不同狗尾草居群通过气孔、维管束、泡状细胞等叶片结构的相互作用,共同调节狗尾草更好地适应不同光照和水分条件的生境。气孔小而密度大的植物可有效调节蒸腾速率而防止水分丧失,使植物适应强光、干旱环境;气孔大而稀疏的植物能通过提高光合效率,使植物适应弱光、潮湿环境^[20]。叶片厚度是植物的抗旱特征之一,叶片越厚,储水能力则越强^[21],植物抵抗干旱环境的能力就越强。植物叶片中相互连接的维管束是叶片的支撑结构,也是重要的输导组织。研究发现,抗旱性强的植物维管束排列紧密,其维管束内导管较多且导管直径较大,能加强蒸腾作用和促进水分传导^[22]。泡状细胞与叶片的卷缩和折叠相关,有研究表明,泡状细胞与植物的抗性功能有关^[23,24]。泡状细胞越厚,在干旱条件下泡状细胞收缩程度则越大,植物叶片内卷程度越高,则更能减少水分散失。同时,在盐碱环境胁迫下,泡状细胞厚度会有所增加,以帮助植物叶片在缺水情况下迅速卷起叶片。因此,第一类居群泡状细胞厚度、下表皮细胞长度和密度较大,气孔体积和密度居中,其抗旱能力较强。第二类居群叶片厚度、维管束直径和气孔密度较小,但气孔体积较大,其抗旱能力较弱。第三类居群叶片厚度、维管束直径、泡状细胞厚度和气孔密度最大,但气孔体积较小,说

明此类狗尾草居群抗旱能力最强。综上分析,15个狗尾草居群中,靠近水边和盐碱地的居群抗旱能力最弱,路边荒地居群较弱,但随海拔的升高抗旱能力有所增强。聚类分析结果与叶片显微结构特征、生境分布基本一致,说明该方法在禾本科植物种内居群的划分上是可行的。

以上分析表明,狗尾草叶片在不同生境中会有不同程度的变异,但是叶表皮细胞长度、气孔器形状、表皮毛类型、维管束等性状较稳定,具有一定的分类学意义。但生境对狗尾草叶片结构的影响机制还有待进一步研究与验证。

参考文献:

- [1] 何玉惠,赵哈林,刘新平,张铜会,岳广阳. 不同类型沙地狗尾草的生长特征及生物量分配[J]. 生态学杂志, 2008, 27(4): 504–508.
- [2] Christos AD. Pyriithobac reduces control of green foxtail (*Setaria viridis*) and bristly foxtail (*Setaria verticillata*) by propaquizafop [J]. *Crop Prot*, 2009, 7(28): 616–618.
- [3] 贾风勤,张娜,努尔买买提,纳森巴特,赖卓彦. 狗尾草和金色狗尾草种群生殖分株生物量结构及生长[J]. 生态学杂志, 2014, 33(1): 48–52.
- [4] 张爱武,罗素琴,刘乐乐,吴宁远,王来兵,于姝燕,张国萍. 狗尾草果实中总鞣质的提取和含量测定[J]. 内蒙古医学院学报, 2012, 34(1): 26–29.
- [5] 李亚男,罗丽娟. 不同居群狗牙根的叶片解剖结构比较研究[J]. 草业学报, 2010, 19(4): 149–158.
- [6] 陆静梅,李建东. 同种不同生态环境植物解剖结构比较研究[J]. 东北师范大学学报: 自然科学版, 1994(3): 100–103.
- [7] 白史且,苟文龙,张新全,泽柏,何光武,高荣,刘世贵. 不同居群假俭草叶片比较解剖学的研究[J]. 北京林业大学学报, 2003, 25(2): 36–41.
- [8] 王海清,徐柱,祁娟. 禾本科植物叶片比较解剖的研究进展[J]. 草原与草坪, 2009(2): 93–97.
- [9] Massimo M. Chemotaxonomic significance of leaf wax alkanes in the Gramineae[J]. *Biochem Syst Ecol*, 1996, 24(1): 53–64.
- [10] 赵惠如. 国产30属禾草的叶片解剖与观察[J]. 南京师大学报, 1992, 15(1): 68–80.
- [11] Paul NP. Sequential application of soil-incorporated and post-emergence herbicides for controlling wild

- coat (*Avena fatua* L.) and green foxtail (*Setaria viridis* (L.) Beauv.) in spring wheat [J]. *Crop Prot*, 1986, 5(3): 209–213.
- [12] 陈守良, 金岳杏, 吴竹君, 盛国英. 叶表皮细胞结构在国产狗尾草属 (*Setaria* Beauv.) 分组水平上的应用[J]. 植物研究, 1958, 2(5): 105–112.
- [13] 李正理. 植物制片技术[M]. 北京: 科学出版社, 1987: 10–15.
- [14] 师长海, 李玉欣, 董宝娣, 乔匀周, 刘孟雨. 禾本科植物叶片表皮气孔观察的样品制备方法改良[J]. 植物生理学通讯, 2010, 46(4): 395–398.
- [15] 陈守良, 金岳杏, 吴竹君. 禾本科叶片表皮微形态图谱[M]. 南京: 江苏科学技术出版社, 1988: 25–48.
- [16] 李晶, 常娜宁. 植物表皮毛形态比较辨析[J]. 绿色科技, 2014, 5(5): 68–71.
- [17] 常雪刚, 徐柱, 易津, 闫伟红. 6种鹅观草属植物叶片形态解剖特征比较[J]. 草地学报, 2011, 19(3): 443–450.
- [18] Katia G, Maurice J. Discriminative flavonoid patterns within a preliminary collection of the *Setaria italica* specific complex[J]. *Biochem Syst Ecol*, 1987, 15(5): 581–586.
- [19] 李扬汉. 禾本科作物的形态与解剖[M]. 上海: 上海科技出版社, 1979.
- [20] 曹生奎, 冯起, 司建华, 常宗强, 卓玛错, 席海洋, 苏永红. 植物叶片水分利用效率研究综述[J]. 生态学报, 2009, 29(7): 3882–3892.
- [21] 孟庆杰, 王光全, 董绍锋, 张丽, 龚正道. 桃叶片组织解剖结构特征与其抗旱性关系的研究[J]. 干旱地区农业研究, 2004, 22(3): 123–126.
- [22] 李真真, 张莉, 李思, 董鹤, 王巧燕, 刘西平, 姚雅琴. 玉米叶片气孔及花环和维管束结构对水分胁迫的响应[J]. 应用生态学报, 2014, 25(10): 2944–2950.
- [23] 王晖, 周守标, 史国芹. 假俭草和结缕草营养器官结构对抗逆性的影响[J]. 植物研究, 2007, 27(6): 701–707.
- [24] Zheng WJ, Chen GC, Zhang CL, Hu YX, Li LH, Lin JX. Physiological adaptation of habitat by Ion distribution in the leaves of four ecotypes of reed *Phragmites australis* [J]. *Acta Botanica Sinica*, 2002, 44(1): 85–90.

(责任编辑: 张平)

《植物遗传资源学报》征订启事

中国科技核心期刊 中国农业核心期刊
全国中文核心期刊 全国优秀农业期刊

《植物遗传资源学报》是中国农业科学院作物科学研究所和中国农学会主办的学术期刊, 为中国科技论文统计源期刊、中国科学引文数据库来源期刊(核心期刊)、中国核心期刊(遴选)数据库收录期刊、中国学术期刊综合评价数据库统计源期刊, 又被《中国生物学文摘》和中国生物学文献数据库、中文科技期刊数据库收录。据中信所2014年期刊学术影响因子年报统计, 《植物遗传资源学报》影响因子为1.146(综合影响因子1.396), 在全国农艺和园艺类期刊中排名第5, 在全国1998种科技核心期刊中排名第157位。

报道内容为大田、园艺作物, 观赏、药用植物, 林用植物、草类植物及其一切经济植物的有关植物遗传资源基础理论研究、应用研究方面的研究成果、创新性学术论文和高水平综述或评论。诸如, 种质资源的考察、收集、保存、评价、利用、创新, 信息学、管理学等; 起源、演化、分类等系统学; 基因发掘、鉴定、克隆、基因文库建立、遗传多样性研究。

双月刊, 大16开本, 196页。定价20元, 全年120元。各地邮局发行。

邮发代号: 82-643。国内刊号CN11-4996/S, 国际统一刊号ISSN1672-1810。

本刊编辑部常年办理订阅手续, 如需邮挂每期另加3元。

地址: 北京市中关村南大街12号《植物遗传资源学报》编辑部

邮编: 100081 电话: 010-82105794 010-82105796(兼传真)

网址: www.zwyczy.cn

E-mail: zwyczyxb2003@163.com; zwyczyxb2003@caas.cn